

28 Zielgerichtete Augenbewegungen

Uwe Ilg, Peter Thier

- 28.1 **Eigenbewegungskompensierende Augenbewegungen** – 296
- 28.2 **Warum zielgerichtete Augenbewegungen?** – 297
 - 28.2.1 Sakkaden – 297
 - 28.2.2 Langsame Augenfolgebewegungen – 303
- 28.3 **Augenbewegungen und Wahrnehmung** – 305



Augenbewegungen dienen dem Sehen, indem sie entweder das Bild der visuellen Umwelt auf der Retina stabilisieren (eigenbewegungskompensierende Augenbewegungen) oder aber das Bild eines interessierenden Objektes in der Fovea plazieren (zielgerichtete Augenbewegungen). Wir plazieren im Falle einer einem Objekt geltenden Augenbewegung sein Bild deswegen in der Fovea, um die Vorzüge der fovealen Bildanalyse, wie etwa die weit höhere Sehschärfe, nutzen zu können. Die Augen verfügen über 3 Freiheitsgrade der Bewegung, entsprechend den Rotationen um die Gier-, die Hoch- und die Rollachse. Wie in Kap. 26 zu Grundlagen zielgerichteter Motorik erörtert, sind zielgerichtete Augenbewegungen auch dadurch von eigenbewegungskompensierenden Augenbewegungen unterschieden, dass sie vollständig durch die Angabe der horizontalen und vertikalen Augenbewegungskomponenten beschreibbar sind und ihnen wesentliche torsionale Komponenten infolge von Rotationen um die Rollachse fehlen (Listing'sches Gesetz). Der Gewinn für das Sehen ist natürlich, dass die zu analysierenden visuellen Objekte mit retinalen Bildern einhergehen, deren Orientierung verlässlich durch die Orientierung der Objekte in der Außenwelt bestimmt und nicht durch u. U. variable Verrollungen des Auges verfälscht wird.

28.1 **Eigenbewegungskompensierende Augenbewegungen**

Bevor wir die zielgerichteten Augenbewegungen näher beleuchten, sei kurz auf die eigenbewegungskompensierenden Augenbewegungen eingegangen. Ihre Aufgabe ist es, Bewegungen der Augen mit dem Kopf, wie sie Folge unserer Lokomotion sind, und die damit unweigerlich verbundene Bildverschmierung, durch gegenläufige Augenbewegungen relativ zum Kopf zu kompensieren. Die Augen greifen hierzu auf zwei Quellen der Information über Eigenbewegung zurück, zum einen auf Meldungen aus dem Gleichgewichtsorgan, zum anderen auf visuelle Meldungen über retinale Bildverschiebung, die vom akzessorischen optischen System und dem mit ihm funktionell verbundenen Nukleus des optischen Traktes (NOT; ► Kap. 4) angeboten werden. Diese beiden Eingänge ergänzen sich. Das Gleichgewichtsorgan, das mit seinem Bogengangssystem und dem Otolithensystem empfindliche Sensoren für Rotationsbeschleunigung bzw. Linearbeschleunigung enthält, antwortet bevorzugt auf rasche Veränderungen der Kopflage relativ zum Außenraum. Das Gleichgewichtsorgan vermag über kurze Hirnstammreflexwege, die es mit den die Augenmuskeln kontrollierenden Motoneuronen verbindet, innerhalb von nur etwa 10 ms kompensatorische Augenbewegungen auszulösen. Die erhebliche Bedeutung dieses System für unser Sehen wird durch die Folgen eines krankheitsbedingten Ausfalles des Gleichgewichtsorganes verdeutlicht: Betroffene sind anders als Gesunde nicht in der Lage, Straßenschilder während des Gehens zu lesen, weil das Fehlen schneller, vestibulär vermittelter bildstabilisierender Reflexe zu ständiger Bildverschmierung beim Gehen führt. Erst wenn der Betrachter stehen bleibt, vermag er die Straßenschilder zu lesen. Der unverändert verfügbare visuelle Eingang kommt mit einer Latenz von etwa 50 ms viel zu spät, als dass der von ihm bediente bildstabilisierende visuelle (»optokinetische«) Regelkreis die Bildverschmierung, die durch das Laufen induziert wird, lindern könnte. Optokinetische Reflexe (OKR) kommen vielmehr dann ins Spiel, wenn es gilt, extrem langsame und anhaltende Eigenbewegungen, auf die die vestibulären

Sensoren nicht mehr ausreichend ansprechen, zu kompensieren.

- ❗ **Alle Augenbewegungen dienen dem Sehen. Eigenbewegungskompensierende Reflexe mindern die Bildverschmierung, die Folge einer Kopfbewegung relativ zum Außenraum ist. Sie nutzen hierzu sowohl vestibuläre als auch visuelle Signale. Zielgerichtete Augenbewegungen fördern die Objektanalyse, indem sie das Bild des interessierenden Objektes in der Fovea platzieren und dort halten.**

Eigenbewegungen führen anders als Objektbewegungen immer zu kohärenter Bildbewegung in großen Teilen des Gesichtsfeldes. Solche »Ganzfeld«-Bewegungen lösen langsame Folgebewegungen der Augen aus, die, wenn die Augen an die mechanischen Grenzen gelangen, durch schnelle (»sakkadische«) Rückstellbewegungen unterbrochen werden. Hieraus resultiert ein sägezahnartiges Augenbewegungsmuster, der optokinetische Nystagmus, der typischerweise von einem Gefühl der Eigenbewegung (»Vektion«), das sich mit einer Zeitkonstanten von einigen Sekunden aufbaut, begleitet wird. Wenn unter ungewöhnlichen Bedingungen ein adäquater optokinetischer Reiz nicht Folge einer Eigenbewegung, sondern Folge von Bewegung in der Außenwelt ist, dann resultiert eine Eigenbewegungsillusion. Ein Beispiel hierfür ist das Abfahren eines Zuges auf dem Nachbargleis, das typischerweise mit der falschen Einschätzung verbunden ist, dass sich der eigene Zug in Bewegung gesetzt hätte. Für eigenbewegungsstabilisierende Augenbewegungen gilt das Listing'sche Gesetz, das torsionale Augenbewegungen verbietet, nicht. Weshalb das so ist, wird unmittelbar deutlich, wenn man bedenkt, dass die adäquate Augenbewegungsantwort auf eine Rollbewegung des Kopfes eben gerade eine entgegengesetzte Verrollung der Augen ist. Der Umfang dieser Gegenrollung der Augen ist allerdings beim Menschen vergleichsweise gering und beträgt nur um die 10% der Kopfbewegung.

28.2 Warum zielgerichtete Augenbewegungen?

Unser räumliches Auflösungsvermögen ist nur im fovealen Gesichtsfeld sehr hoch. Dort können wir mehr als 60 Linien pro Grad Sehwinkel unterscheiden. Wäre das räumliche Auflösungsvermögen im gesamten Gesichtsfeld so hoch wie in der Fovea, so müsste unser Sehnerv den Durchmesser eines Elefantenrüssels haben. Die Beschränkung des hohen Auf-

lösungsvermögens auf die Fovea macht einen Augenbewegungsapparat erforderlich, der die Position des Auges so ausrichtet, dass das retinale Bild des zu analysierenden Objektes möglichst exakt auf die Fovea fällt. Die Ausrichtung der Fovea, des »Blickes« auf ein stationäres Objekt wird **Fixation** genannt. Der Wechsel des Fixationenszieles wird durch **Sakkaden**, also durch schnelle, nur kurze Zeit währende Augenbewegungen bewerkstelligt.

- ❗ **Sakkaden und langsame Augenfolgebewegungen sind zwei Formen zielgerichteter Augenbewegungen, die sich funktionell ergänzen, aber weitgehend verschiedenen Organisationprinzipien genügen. Sakkaden verschieben Objektbilder aus der Peripherie der Retina in die Fovea und langsame Augenfolgebewegungen führen die Fovea nach, sollte sich das Objekt langsam und stetig relativ zum Betrachter bewegen. Beide werden unter natürlichen Bedingungen durch Kopfbewegungen unterstützt, die dafür sorgen, dass die Augen nicht an die mechanischen Grenzen stoßen. Kopfbewegungen und ggf. auch Rumpfbewegungen, die später einsetzen und langsamer ablaufen, sorgen schließlich dafür, dass die Augen mit Verzögerung in ihre Ausgangsposition relativ zum Kopf zurückgeführt werden.**

Nun sind die interessierenden Objekte nicht immer stationär. Auch bewegte Objekte werden zunächst durch Sakkaden fovealisiert. Daran anschließend setzen wir langsame und glatte **Augenfolgebewegungen** ein, um sie trotz ihrer Bewegung in der Fovea zu halten. Ist die Augenfolgebewegung unzureichend, etwa, weil die Geschwindigkeit der Objektbewegung zu groß ist, so werden **Aufholsakkaden** ausgeführt, die das Bild wieder in die Fovea schieben. Sowohl sakkadische als auch langsame Augenfolgebewegungen können durch **Kopfbewegungen** ergänzt werden.

28.2.1 Sakkaden

Sakkaden sind Augenbewegungen, die durch hohe Geschwindigkeit und kurze Dauer gekennzeichnet sind (■ Abb. 28.1a,b). Die Dauer einer Sakkade ist kürzer als die sakkadische Reaktionszeit und kürzer als die Latenz visueller Antworten im Zentralnervensystem.

Hieraus folgt, dass der Verlauf einer Sakkade nicht durch visuelle Informationen, die während der Ausführung der Sakkade gewonnen würden, festgelegt werden kann. Diese Betrachtung macht verständlich, weshalb mit Blick auf Sak-

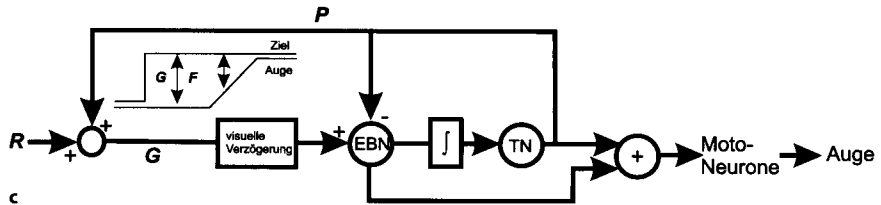
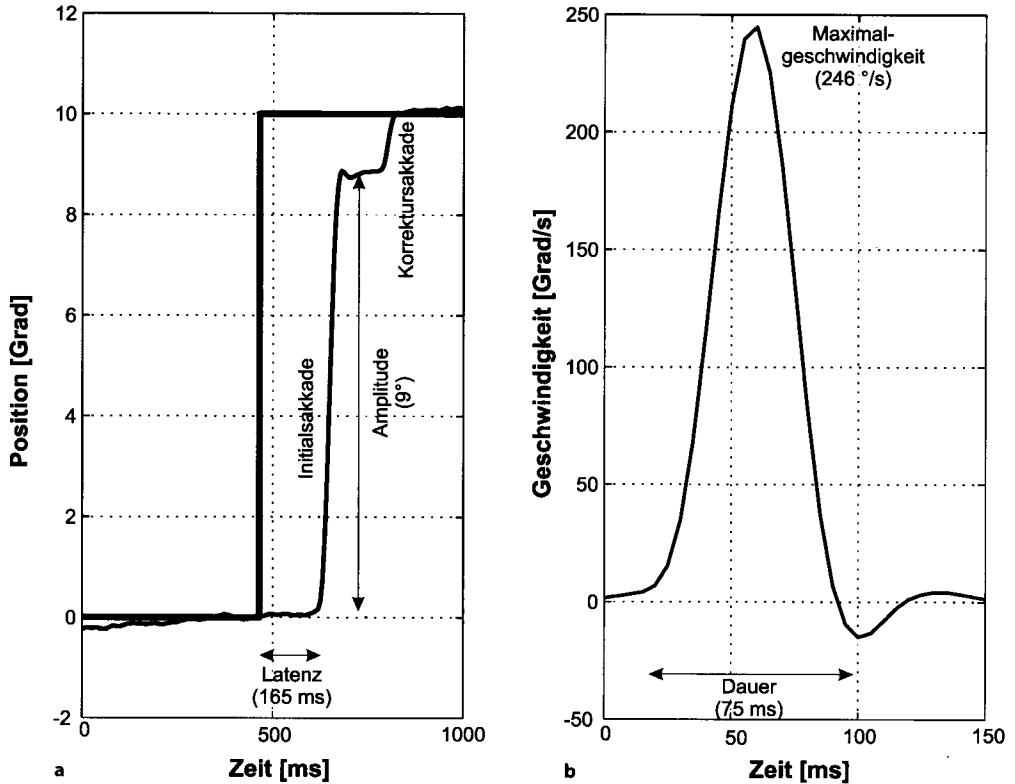


Abb. 28.1a–c. Beispiel einer Sakkade. (Mod. nach Fuchs et al. 1985)
a Die Position von Ziel und Auge ist gegen die Zeit aufgetragen. Die initiale Sakkade unterschießt zunächst das Ziel, sie ist also »hypometrisch«, was eine anschließende Korrektursakkade erforderlich macht.
b Darstellung der Geschwindigkeit des Auges für die in a gezeigte Sakkade (man beachte die gespreizte Zeitachse). Das hier gezeigte Geschwindigkeitsprofil ist relativ symmetrisch. Sakkaden mit größeren Amplituden weisen typischerweise asymmetrische Profile mit relativ längerer Abbremsphase auf.
c Einfaches Sakkaden-Modell. Wird ein Sakkadenziel präsentiert, so wird durch Addition der Position des Zielbildes auf der Retina *R* und der momentanen Augenposition *P* relativ zum Kopf die Position des Zieles relativ zum Kopf berechnet. Diese Summe entspricht der gewünschten Amplitude *G* der Sakkade. Die Abweichung der Ist-Position des Auges von diesem Ideal, der motorische Fehler *F*, gegeben durch $G - A$, wird in eine Augenbewegung umgesetzt. Diese Umsetzung basiert auf einer Aktivierung von exzitatori-

schen Burst-Neuronen (*EBN*), die im Hirnstamm in der Nachbarschaft der Augenmuskelkerne angesiedelt sind, deren Entladungsrates proportional zu *F* ist und deren Entladungsrates die Geschwindigkeit der Augen bestimmt. Im Verlaufe der Sakkade wird *F* zunehmend kleiner. Die Sakkade endet, sobald *F* Null wird. Für $F = 0$ wird das Auge aber nur unter der Voraussetzung das Blickziel erreicht haben, dass die Parameter im Modell optimal gewählt wurden. Die Adjustierung und Optimierung der Parameter ist das Ergebnis sakkadischer Plastizität. Damit das Auge nach Erreichen des Sakkadenzieles und Abklingen des Einganges auf die *EBN* nicht sofort zurückdriftet, ist die Generierung eines Positionssignales erforderlich, das die Augen in der erreichten Position hält. Dieses Positionssignal wird von den Augenposition koordinierenden Neuronen (*TN*; »tonic neuron«) angeboten, die das Ergebnis der Integration des von den *EBN* angebotenen Geschwindigkeitssignales repräsentieren. *EBN* und *TN* erregen die okulomotorischen Motoneurone, die ihrerseits die Augenmuskeln ansteuern.

kaden gerne von einer ballistischen Bewegung gesprochen wird. Der Begriff der ballistischen Bewegung hebt auf die Bahn eines sich mit hoher Geschwindigkeit bewegenden Geschossprofils ab, die vor Abschuss des Geschosses geplant wird und nach dessen Abschuss nicht mehr verändert werden kann. Tatsächlich ist dieser Vergleich nur bei oberflächlicher Betrachtung berechtigt. Anders als das Geschossprofil wird nämlich die Sakkade sehr wohl durch Informationen, die während der Sakkade gewonnen werden, beeinflusst. Allerdings handelt es sich bei diesen Informationen nicht um visuelle Signale, die mit Blick auf ihre Verzögerung viel zu spät kämen, sondern um ein intern generiertes Signal, das die aktuelle Augenposition während der Sakkade approximiert. Dieses Ist-Signal wird mit der gewünschten Zielposition verglichen und die sakkadische Augenbewegung hält an, solange Ist- und Zielposition nicht identisch sind (■ Abb. 28.1c). Dieser »interne« Regelkreis wird nur dann eine zielsichere Sakkade ermöglichen, wenn das geschätzte Ist-Signal mit der tatsächlichen Augenposition übereinstimmt. Visuelle Informationen können mit Blick auf ihre erhebliche Verzögerung keine Rolle bei der Ausführung der Sakkade spielen. Sie werden vielmehr genutzt, den Erfolg der Sakkade zu bewerten, sprich ihre Zielgenauigkeit zu beurteilen und im Falle einer zu großen Abweichung die Parameter des internen Regelkreises so zu verstellen, dass bei späteren Sakkaden die Zielgenauigkeit verbessert wird. Dieses sakkadische Lernen ist ein wichtiges Beispiel motorischen Lernens, dessen Ziel die Optimierung einer spezifischen visuomotorischen Transformation ist, nämlich die Überführung der Position des Blickzieles, die in retinalen Koordinaten vorliegt, in eine Augenbewegung einer bestimmten Richtung und Amplitude. Man kann dieses sakkadische Lernen durch die in ■ Abbildung 28.2 vorgestellte einfache experimentelle Manipulation nachweisen, die eine künstliche Unstimmigkeit zwischen retinaler Information und der Größe der ausgeführten Sakkade erzeugt: Während die Sakkade auf das Blickziel ausgeführt wird, wird das Blickziel in Richtung der Sakkade verschoben.

Die Verschiebung des Blickzieles während der Sakkade wird nicht wahrgenommen (sakkadische Suppression, ► unten). Das Ergebnis der Verschiebung ist, dass die Sakkade, deren Größe durch die ursprüngliche Lage des Blickzieles bestimmt war, zu kurz greift. Erst eine anschließende Korrektursakkade vermag dann das Bild des Blickzieles in die Fovea zu schieben. Werden einige Dutzend solcher Versuche ausgeführt, dann zeigt sich typischerweise, dass die Größe der Sakkade in einer Art von vorausgehendem Gehorsam über den Wert hinaus vergrößert wird, der eigent-

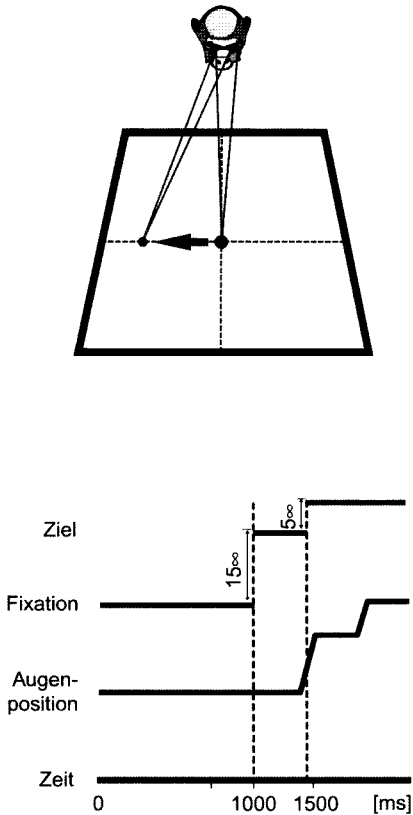
lich mit Blick auf die initiale Lage des Blickzieles angemessen wäre. Es ist offensichtlich eine neue Beziehung zwischen retinalen und motorischen Größen gelernt worden. Sakkadisches Lernen ist, wie tierexperimentelle Studien zeigen, auf die Integrität eines umschriebenen Teiles der Kleinhirnrinde angewiesen. Wird der posteriore Vermis, eine in der Kleinhirnmittle gelegene Struktur, zerstört, so geht die Fähigkeit zum sakkadischen Lernen ein für alle Mal verloren (Barash et al. 1999).

Immer dann, wenn eine Initialsakkade nicht ausreichend präzise war, ist eine anschließende Korrektursakkade nötig (■ Abb. 28.1a). Ihre Latenz ist üblicherweise deutlich kleiner als die Latenz der Initialsakkade. Das dürfte daran liegen, dass im Falle der Korrektursakkade bereits der Entschluss gefasst worden ist, einen Blickwechsel durchzuführen. Dieser Entschluss muss im Falle einer Initialsakkade erst noch gefällt werden und damit verbunden muss zunächst die Fixation des alten Ziels unterbrochen werden. Die Richtigkeit dieser Annahme wird durch die Existenz von **Express-Sakkaden** belegt: Wird das Fixationsziel bereits 200 ms vor dem Erscheinen des Sakkadenziels entfernt, so werden Sakkaden auf das im peripheren Gesichtsfeld angebotene Objekt nach deutlich verringerter Latenz (80–130 ms) ausgeführt. Diese die Latenz reduzierende Wirkung einer vorzeitigen Wegnahme des Fixationszieles gilt übrigens auch für die Initiierung langsamer Augenfolgebewegungen (► Abschn. 28.2.2). Die Tatsache, dass der Wechsel von der Fixation zur Ausführung einer Sakkade auf ein peripheres Blickziel größenordnungsmäßig 200 ms erfordert, erklärt, dass wir unter natürlichen Bedingungen, bei der Exploration von Szenen und beim Lesen, maximal bis zu 5 Sakkaden pro Sekunde ausführen.

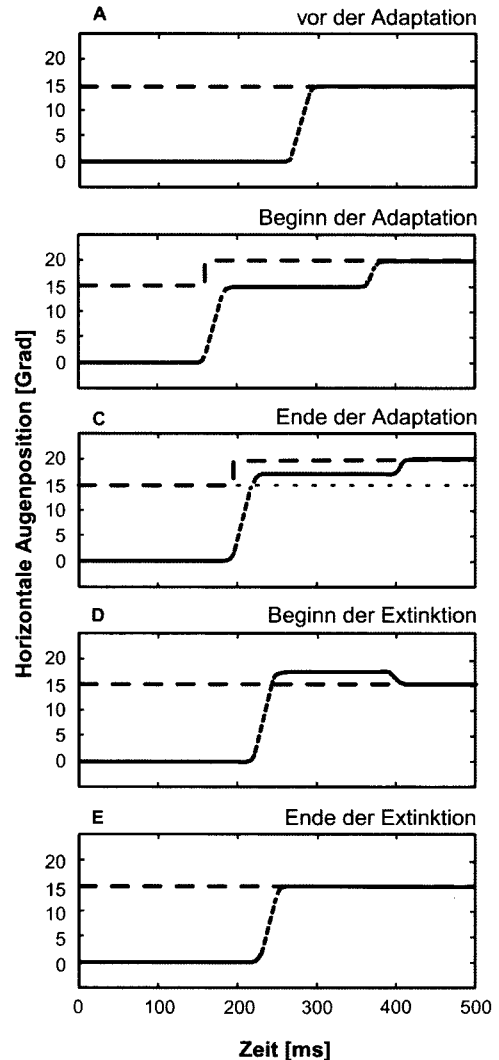
❗ **Sakkaden sind Hochgeschwindigkeits-Augenbewegungen, die es uns erlauben, unseren Blick Objekten in definierten Orten des Raumes zuzuwenden. Die Auswahl der Raumorte basiert auf kurz vor der Sakkade verfügbaren sensorischen Informationen oder alternativ auf dem Abruf von Einträgen in einem Raumgedächtnis. Die Ortswahl unterliegt einer kognitiven Modulation und Kontrolle, die es uns erlaubt, in prinzipiell beliebiger Weise von den Raumkoordinaten des Objektes abzuweichen und im Extremfall auch vom Objekt wegzuschauen (»Antisakkaden«). Die Auswahl des gewünschten Raumortes ist an die Auswahl eines interessierenden Objektes und die Fällung der Entscheidung, ein spezifisches Objekt anzuschauen, gebunden. Die Auswahl- und Entscheidungspro-**



zesse sind kortikale Funktionen, die wesentlich zur Latenz sakkadischer Augenbewegungen beitragen. Sakkaden bekommen den Charakter einer reflexartigen Reaktion vergleichsweise kurzer Latenz, wenn dieser kognitive Überbau ausgeklammert bleibt, wenn ein neues, hervorstechendes visuelles Objekt

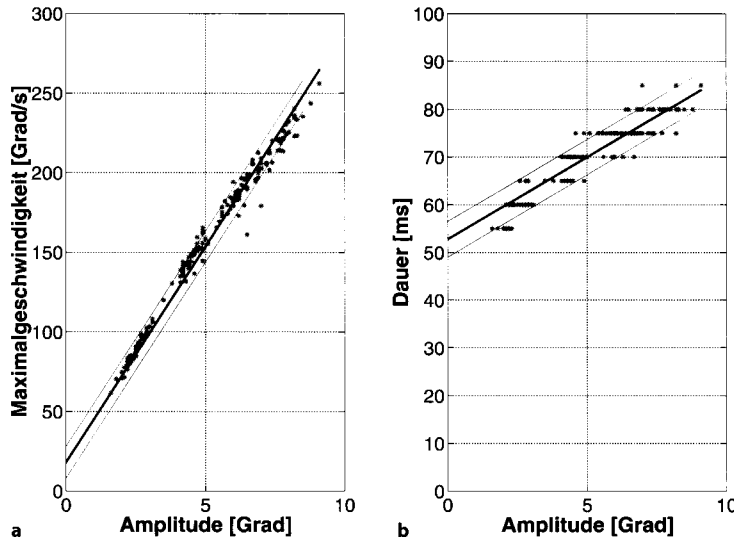


präsentiert wird, das eine unbedingte Orientierung über seine wesentlichen Eigenschaften durch eine fovealisierende Sakkade erzwingt. Das wesentliche Substrat dieser elementaren Orientierungsreaktion ist eine rein subkortikale Schleife, die den superioren Colliculus im Mittelhirn als wesentliches Element beinhaltet.



▣ **Abb. 28.2.** Beispiel für die Adaptation der Sakkadenamplitude eines Rhesusaffen. Der linke Teil der Abbildung zeigt das Paradigma. Zum Zeitpunkt 0 erscheint das Ziel für eine Sakkade 15° rechts des Fixationspunktes. Kurz nach Beginn der Sakkade wird das Ziel um 5° in Sakkadenrichtung verschoben. *A* zeigt eine Sakkade vor Einführung der Verschiebung und *B* nach ihrer Einführung. Das Auge verfehlt das Blickziel und es wird eine Korrektursakkade ausgeführt. Nach einigen Wiederholungen wird dann aber die Größe der Initialsakkade zuneh-

mend vergrößert, sodass nur noch geringe Korrektursakkaden erforderlich sind. *D* zeigt die erste Sakkade nach Ausbleiben der zusätzlichen Verschiebung des Sakkadenziels. Das Auge überschießt zunächst das Blickziel. Erst nach einigen weiteren Durchgängen wird der Normalzustand erreicht (*E*), die an die Verschiebung des Sakkadenziels angepasste vergrößerte Sakkadenamplitude wieder reduziert (= Extinktion). (Mod. nach Barash et al. 1999)



■ **Abb. 28.3.** »Main-sequence«-Graphen, die die Beziehung von Maximalgeschwindigkeit und Amplitude (a) bzw. Dauer und Amplitude (b) für 190 Initialsakkaden einer Versuchsperson wiedergeben.

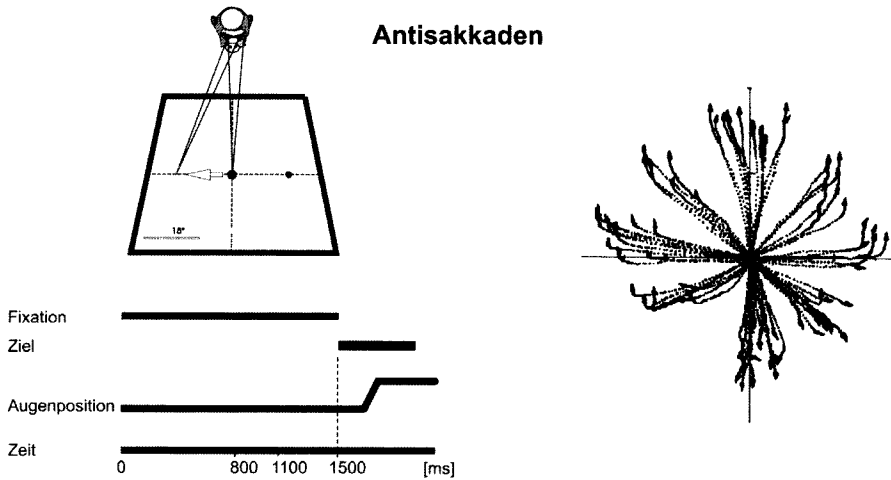
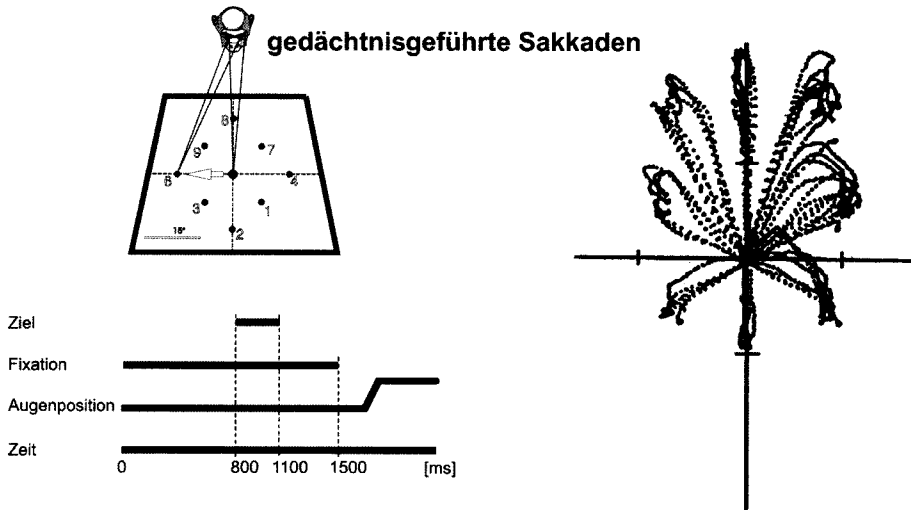
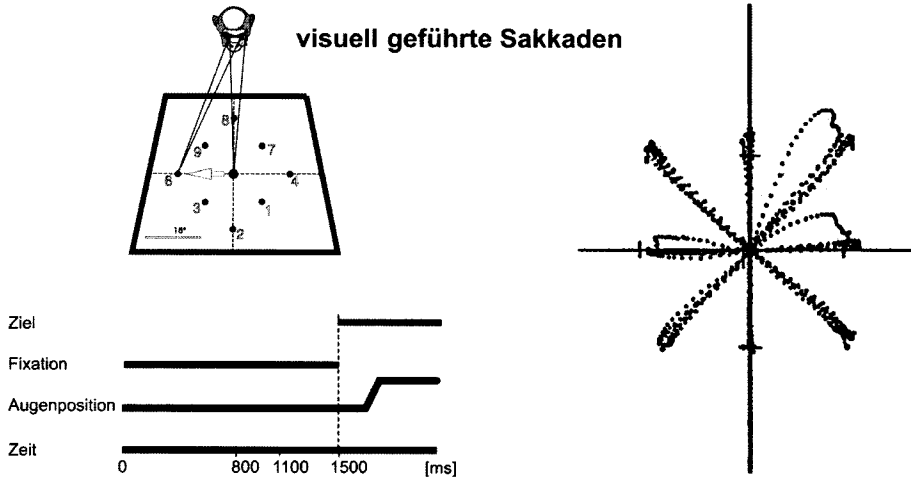
Es sind jeweils die Ausgleichsgeraden sowie deren 95%-Konfidenzintervalle eingezeichnet

Die Maximalgeschwindigkeit, Dauer und Amplitude einer Sakkade stehen in einem gesetzmäßigen Zusammenhang, für den sich der aus der Astrophysik entlehnte Begriff der »main sequence« eingebürgert hat. Je größer die Amplitude der Sakkade, desto höher ihre Geschwindigkeit und desto länger ihre Dauer (■ Abb. 28.3). Es ist also nicht möglich, Sakkaden einer gegebenen Amplitude willkürlich langsamer oder schneller auszuführen. Das unterscheidet Sakkaden grundsätzlich von skelettmotorischen Aktionen, wie z. B. einer zielgerichteten Handbewegung, deren Richtung, Dauer und Geschwindigkeit willkürlich modifiziert werden können. Die »Main-sequence«-Beziehungen sind Ausdruck der Arbeitsweise des Sakkadengenerators im Hirnstamm.

Die in ■ Abb. 28.3 verdeutlichten Main-sequence-Beziehungen gelten streng genommen nur für visuell geführte Sakkaden, also Sakkaden, die von einem Fixationsziel ausgehend auf ein sichtbares Ziel in der Peripherie des Gesichtsfeldes hin ausgeführt werden. Wir sind aber auch in der Lage, Sakkaden auf Ziele im Raum auszuführen, die nur noch in unserer Erinnerung bestehen. Solche **gedächtnisgeführten Sakkaden** werden typischerweise dadurch ausgelöst, dass man Probanden kurz ein peripheres Blickziel anbietet, die Sakkade auf das inzwischen verloschene Ziel aber erst einige 100 ms bis wenige Sekunden später erlaubt. Es handelt sich also um eine Aufgabe, die nur dann zu bewältigen ist, wenn auf den Inhalt eines räumlichen Kurz-

zeitspeichers, der die Koordinaten des Blickzieles konserviert, zurückgegriffen werden kann. ■ Abb. 28.4 zeigt ein Paradigma, in dem solche gedächtnisgeführten Sakkaden ausgelöst werden können. Diese Sakkaden gehorchen zwar auch einer Main-sequence-Charakteristik, die aber von der für visuell geführte Sakkaden gezeigten Charakteristik abweicht. Etwas geringere Geschwindigkeiten kennzeichnen auch andere Sakkadenformen, die durch kognitive Faktoren beeinflusst werden.

Ein weiteres Beispiel von Sakkaden, die von der Main sequence einfacher visuell geführter Sakkaden abweichen, sind **Antisakkaden** (■ Abb. 28.4), bei denen die Augen instruktionsgemäß in eine zur Position des peripheren Zieles spiegelbildliche Position bewegt werden. Es überrascht nicht, dass die Präzision gedächtnisgeführter Sakkaden und die von Antisakkaden deutlich geringer ist als die von visuell geführten Sakkaden. Weniger einsichtig ist die Tatsache, dass die Trajektorien gedächtnisgeführter Sakkaden in eigentümlicher, stereotyper Weise verzerrt sind. Sie überschießen nach oben, unterschließen nach unten und weichen entlang der Horizontalen nach oben ab (■ Abb. 28.4), so als wäre der Ort des erinnerten Blickzieles seit seiner Präsentation nach oben verschoben worden. Diese charakteristische Verschiebung könnte eine Eigenschaft der kortikalen Kurzzeitspeicher für Raumin-



formationen sein. Diese Spekulation wird durch die Tatsache nahegelegt, dass Läsionen des frontalen und des parietalen Augenfeldes (► Kap. 16) bei Affen zu einem selektiven Ausfall gedächtnisgeführter Sakkaden führen, während visuell geführte Sakkaden weitestgehend unberührt bleiben.

Schließlich ist es auch möglich, Sakkaden auf Schallquellen oder taktile Reize in vollkommener Dunkelheit auszuführen. Auch für solche auditorisch oder somatosensibel geführten Sakkaden gelten gewisse Abweichungen von den Grundmerkmalen einfacher visuell geführter Sakkaden, die sich vor allem in einer reduzierten Maximalgeschwindigkeit manifestieren.

28.2.2 Langsame Augenfolgebewegungen

Bewegt sich das ursprünglich durch eine Sakkade fovealisierte Objekt, so entsteht die Notwendigkeit, die Augen mit dem Objekt mitzubewegen, um sicherzustellen, dass das retinale Abbild des Objekts weiter in der Fovea gehalten wird. Das bedeutet, dass die Geschwindigkeit der Augenbewegung exakt an die Geschwindigkeit des bewegten Objekts angepasst sein muss. Es handelt sich also um ein typisches Problem der Regelungstechnik, weshalb es nicht weiter überrascht, dass bis heute Versuche, Augenfolgebewegungen mit dem Instrumentarium der Regelungstechnik verstehen zu wollen, eine große Rolle gespielt haben. Die Folgebewegungen werden in solchen Ansätzen als Leistung eines Regelkreises verstanden, der die Geschwindigkeit der retinalen Bildverschiebung, die die Regelgröße darstellt, minimiert. Die retinale Bildverschiebung ergibt sich aus der Differenz der Zielgeschwindigkeit und der Augengeschwindigkeit. Sie wird in eine Augenbewegung umgesetzt, die diese Differenz weiter verkleinert.

Zu Beginn der Zielbewegungen ist das Auge noch stationär. Die retinale Bildverschiebung bleibt also zunächst unkompensiert (»Open-loop«-Phase). Die Augenbewegung setzt erst nach etwa 100 ms ein, wobei ein wesent-

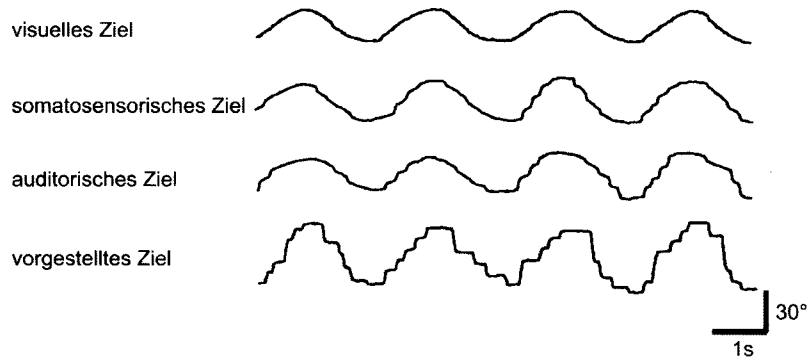
licher Teil dieser Verzögerung Ausdruck der visuellen Verarbeitung ist. In der sich anschließenden Initialphase der Augenbewegung, deren Dauer der der Open-loop-Phase entspricht, bewegen sich die Augen auf der Grundlage der visuellen Informationen, die während der Open-loop-Phase gewonnen wurde. Erst danach beginnt die Closed-loop-Phase, in der die durch die Augenfolgebewegung minimierte retinale Bildverschiebung das Eingangssignal des Regelkreises darstellt.

In der Initialphase der Augenfolgebewegung wird das Auge beschleunigt. Es kann bereits in dieser Phase die Geschwindigkeit des Zieles erreichen, ohne dass hierdurch aber der retinale Positionsfehler, der aus dem verzögerten Einsetzen der Augenbewegung resultiert, kompensiert würde. Für die Kompensation dieses Positionsfehlers sorgt erst eine Aufholsakkade, die typischerweise deutlich später als die langsame Augenfolgebewegung einsetzt.

Die Initiierung der Folgebewegung ist gekennzeichnet durch eine ausgeprägte Abhängigkeit von den physikalischen Eigenschaften des retinalen Bildverschiebungsreizes: Ein kleiner bewegter Reiz auf der Retina löst eine kleinere Beschleunigung aus als ein großer Stimulus. Bewegen sich zwei Objekte gleichzeitig, so beeinflussen beide die Augenbewegung, die dann dem vektoriellen Mittel der Bewegungstrajektorien der beiden Objekte folgt. Die Selektion eines Objektes setzt erst verzögert ein. Später, nachdem die Selektion abgeschlossen ist, folgen die Augen dann nur noch dem ausgewählten Objekt. Die bewegungsanalytischen Mechanismen, die langsamen Augenfolgebewegungen zugrunde liegen, sind dieselben, die auch unserer Wahrnehmung visueller Bewegung zugrunde liegen. Zu ihnen trägt in erster Linie die Area MT/V5 bei (► Kap. 4).

Unabhängig von der Frage, ob Objektselektion die Zahl der die Augen beeinflussenden Objekte einengt oder nicht, könnten die bisherigen Ausführungen den Schluss nahelegen, dass langsame Augenfolgebewegungen an die Präsenz eines bewegten Bildes auf der Netzhaut gebunden seien. Tatsächlich sind wir i. Allg. nicht in der Lage, langsame, gleitende Augenbewegungen in vollkommener Dunkelheit auszuführen. Während wir einem sich sinusförmig entlang der Horizontalen bewegenden Objekt problemlos mit den Augen folgen können (■ Abb. 28.5), führt der Versuch, Augenbewegungen mit einem ähnlichen Profil in Abwesenheit eines visuellen Blickzieles willkürlich auszuführen, zu einer Folge von Sakkaden, die die ideale Trajektorie nur unzulänglich approximieren (■ Abb. 28.5).

◀ ■ **Abb. 28.4.** Verschiedene Typen von Sakkaden. *Links:* Skizzierung der experimentellen Paradigmen. *Rechts:* Sakkadentrajektorien von Rhesusaffen in x-y-Darstellung. Man beachte die im Vergleich zu visuell geführten Sakkaden deutlich geringere Präzision von gedächtnisgeführten Sakkaden und die systematische Abweichung/Verzerrung der Trajektorien gedächtnisgeführter Sakkaden nach oben. (gedächtnisgeführte Sakkaden mod. nach Gnadt et al. 1991; Antisakkaden nach Amador et al. 1998)



■ **Abb. 28.5.** Typische Augenbewegungen einer Versuchsperson beim Verfolgen eines bewegten visuellen Zieles, eines bewegten Berührungsrizes (somatosensorisches Ziel), eines bewegten Lautsprechers oder eines vorgestellten bewegten Zieles. Lediglich beim Verfolgen des imaginierten Zieles ist die Versuchsperson nicht in der Lage,

langsame Augenbewegungen auszuführen. Die sakkadischen Anteile an der Folgebewegung sind beim Verfolgen eines somatosensorisch oder auditorischen Zieles deutlich größer als beim Folgen eines visuellen Zieles. (Mod. nach Hashiba et al. 1996)

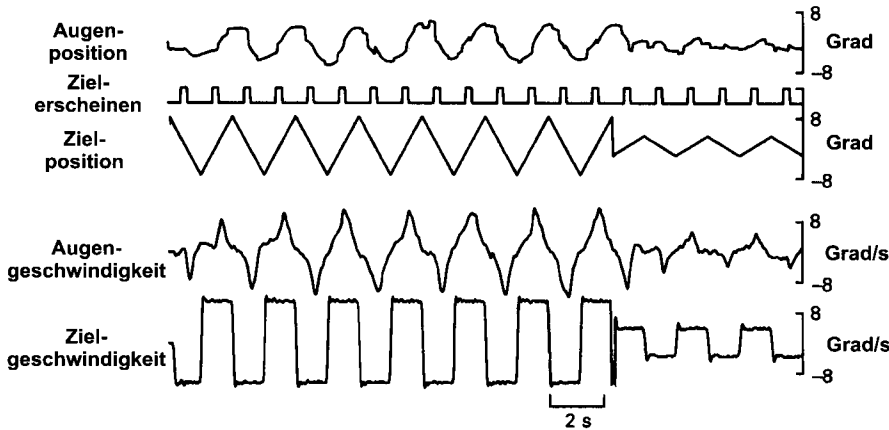
Aus diesem Befund aber schließen zu wollen, dass langsame Augenfolgebewegungen notwendigerweise die Präsenz eines sich stetig im Gesichtsfeld bewegenden visuellen Objektes erforderten, wäre verfehlt. Entscheidend ist vielmehr die Wahrnehmung von Objektbewegung, die zweifelsohne i. Allg. sehr stark vom Sehen bestimmt wird, zu der aber auch andere Sinnesmodalitäten und nicht zuletzt die Imagination des Betrachters beitragen können. Die Sicht, dass Bewegungsperzepte nicht notwendigerweise an die visuelle Modalität gebunden sind, wird durch die Tatsache belegt, dass viele Versuchspersonen in der Lage sind, in vollkommener Dunkelheit einer bewegten Schallquelle oder einem taktilen Reiz mit glatten Augenbewegungen zu folgen (■ Abb. 28.5).

❗ **Langsame Augenfolgebewegungen kompensieren die Bewegung eines interessierenden Objektes, dessen Bild in der Fovea stabilisiert wird. Sie können in allererster Näherung als Leistung eines einfachen Regelkreises verstanden werden, der retinale Bildverschiebung, die von Neuronen der kortikalen Area MT/V5 extrahiert wird, minimiert. Langsame Augenfolgebewegungen sind die einzige motorische Leistung, die bei Ausfall des Kleinhirns nicht nur beeinträchtigt wird, sondern komplett verloren geht.**

Die Bedeutung nichtvisueller Eingänge wird nicht zuletzt auch durch die Beobachtung unterstrichen, dass wir multimodal definierte bewegte Objekte i. Allg. besser mit den Augen verfolgen können als unimodal definierte Objekte. Ein Beispiel wäre etwa ein Finger unserer Hand, der über

die Haut des anderen Armes streicht und den wir mit den Augen zu verfolgen versuchen: Hier verbinden sich visuelle Informationen über die Bewegung des Fingers mit der Wahrnehmung taktiler Bewegung und einer Efferenzkopie des motorischen Kommandos (bzw. propriozeptiven Folgen des Kommandos), den Finger zu bewegen. Die neuronale Grundlage eines multimodalen Bewegungsperzeptes könnten multimodale Bewegungsneurone der parietalen Area MST sein (► Kap. 16).

Wie unzulänglich die vorherrschenden Versuche sind, Augenfolgebewegungen als Ausdruck eines einfachen Regelkreises zu verstehen, der retinale Bildverschiebung minimiert, zeigt bereits ein genauerer Blick auf die Augenfolgebewegungen, die auf ein periodisch bewegtes Ziel ausgeführt werden: Versuchspersonen sind in der Lage, dem Blickziel ohne jede Verzögerung zu folgen, obwohl allein die Latenzen des visuellen Systems Verzögerungen in einer Größenordnung von 50 ms und mehr erwarten ließen und Augenbewegungen, die von einem einfachen visuellen Regelkreis generiert werden, dem Blickziel mit einer entsprechenden Verzögerung folgen müssten. Hier wird offensichtlich der periodische und damit vorhersagbare Charakter der Blickzielbewegung genutzt, Verzögerungen der Augenbewegungsantwort zu vermeiden und hierdurch die Folgebewegungsqualität zu verbessern. Prädiktion ist eine kognitive Leistung, die in der sensorischen Analyse der visuellen Bewegung wurzelt, aber weit mehr als die Extraktion einer Trajektorie darstellt. Sie beinhaltet vielmehr die Ablage der ermittelten Bewegungstrajektorie in einem Gedächtnisspeicher, die Extrapolation der Trajektorie in die



■ **Abb. 28.6.** Typische Augenbewegungen einer Versuchsperson beim Verfolgen eines tachistoskopisch präsentierten Zieles. Das Ziel bewegt sich periodisch mit konstanter Geschwindigkeit hin und her, wird aber für nur 240 ms während seines Durchganges durch die Gera-

deausposition sichtbar. Es ist deutlich zu sehen, dass sich die Augen vor und nach Erscheinen des Blickzieles bewegen, so als würden sie einem ständig sichtbaren, periodisch bewegten Ziel folgen. (Mod. nach Barnes u. Asselman 1991)

Zukunft, über die noch keine externen Informationen vorliegen und die ständige Überprüfung der Güte des Ergebnisses und damit des Inhaltes des Speichers. Wie potent diese Mechanismen sind, belegt unsere Fähigkeit, allein aus der tachistoskopischen Präsentation eines Blickzieles in den Nulldurchgängen einer periodischen Bewegung eine komplette Trajektorie zu erschließen und einen imaginierten Punkt entlang dieser mental rekonstruierten Trajektorie verzögerungsfrei mit langsamen Augenbewegungen zu verfolgen (■ Abb. 28.6).

Langsame Augenfolgebewegungen können, wie dieses Beispiel unterstreicht, also ausgeführt werden, obwohl keine nennenswerte retinale Bildbewegung gesehen wird. Einzelzellableitungen aus dem präfrontalen Kortex von Affen sprechen dafür, dass die Fähigkeit der verzögerungsfreien Verfolgung von Blickzielen eine Leistung dieses Teils des Kortex sein dürfte (► Kap. 16).

28.3 Augenbewegungen und Wahrnehmung

Die Bevorzugung ausgewählter Objekte bringt zwangsläufig Nachteile für die Wahrnehmung der anderen, irrelevanten Teile der visuellen Szenerie mit sich. Diese Schlussfolgerung gilt gleichermaßen für Sakkaden und für langsame Augenfolgebewegungen. Sowohl Sakkaden als auch langsame Augenfolgebewegungen führen zu einer Verschiebung des visuellen Hintergrundes über die Retina,

dessen Geschwindigkeit der Augenbewegung entspricht. Eine solche augenbewegungsinduzierte Bildbewegung im Sinne von Bewegung der Welt zu interpretieren wäre fatal, müsste sie doch notwendigerweise unser Konzept einer verlässlich stabilen Welt gefährden. Glücklicherweise ist unser visuelles System in der Lage, dieses Problem der augenbewegungsinduzierten Bildbewegung in einer ökologisch zweckmäßigen Form zu bewältigen, wobei die Lösungsstrategien im Falle von Sakkaden und langsamen Augenfolgebewegungen unterschiedlich sind.

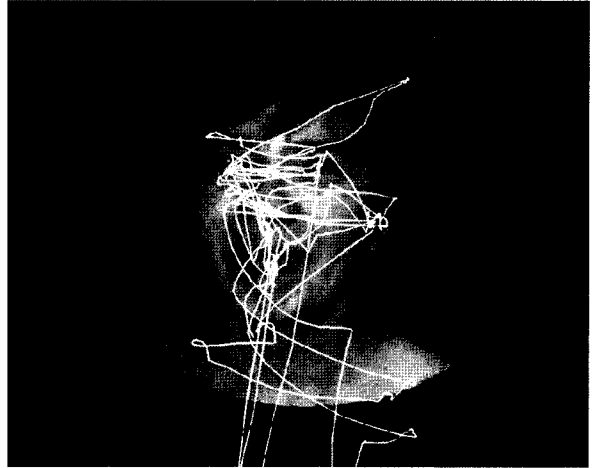
Die Dauer einer Sakkade ist mit wenigen 10 ms so kurz, dass wir es uns ganz offensichtlich gefahrlos leisten können, Seheindrücke und damit auch die Wahrnehmung von Bildbewegung während der Sakkade zu unterdrücken. Diese sakkadische Suppression setzt bereits kurz vor der Sakkade ein und hält bis kurz nach der Sakkade an. Wie jüngere Untersuchungen zeigen, ist die sakkadische Suppression auf Informationen beschränkt, die über die magnozellulären Anteile der Sehbahn vermittelt werden, während parvozellulär getragene Informationen (► Buchteil I »Elemente der visuellen Wahrnehmung«) ohne Einschränkung Zugriff auf die Wahrnehmung haben. Diese Selektivität ist zweckmäßig, weil es in erster Linie der magnozelluläre Weg ist, über den Bewegungsinformationen und damit auch Informationen über augenbewegungsinduzierte Bewegung die Wahrnehmung erreichen. Die Suppression des magnozellulären Systems während einer Sakkade scheint auf der Ebene des lateralen Kniehöckers (N. geniculatum laterale) anzusetzen. Eine Suppression des Seheindrucks, auch wenn sie auf

das magnozelluläre System beschränkt ist, ist natürlich gänzlich inadäquat, wenn die Augenbewegung, wie im Falle langsamer Augenfolgebewegung länger währt.

Die Lösung, der sich unser visuelles System bedient, ist die Schätzung des Maßes an retinaler Bildverschiebung, die Folge der Augenbewegung ist, und die Subtraktion dieses Schätzwertes (»Referenzsignal«) von der retinalen Bildverschiebung (»Afferenz«). Ist die retinale Bildverschiebung ausschließlich Folge einer langsamen Augenbewegung, dann wird das Referenzsignal der Afferenz entsprechen und beide werden sich auslöschen, ein Ergebnis, das im Sinne von Stationarität der Welt interpretiert wird. Löschen sich beide Größen nicht aus und bleibt ein Rest, dann spiegelt er den Teil der retinalen Bildverschiebung wider, der seine Ursache in einer Bewegung in der Außenwelt hat und im Sinne von Bewegung der Außenwelt interpretiert wird. Ein Rest bleibt natürlich auch dann, wenn das Referenzsignal von der idealen Größe abweicht. In diesem Falle nehme wir eine illusionäre Bewegung der Welt wahr, die wir nach dem Erstbeschreiber die »Filehne-Illusion« nennen. Sie ist normalerweise so klein, dass sie nicht in der Lage ist, unser Konzept einer stabilen Welt zu gefährden. Wir verstehen sie daher am besten als Ausdruck einer tolerablen Unzulänglichkeit eines Mechanismus, der eine ökologisch zweckmäßige Reinterpretation visueller Bewegung erlaubt. Dieser Mechanismus, der auf Gedanken von von Helmholtz (1867) aufbauend erstmals von von Holst u. Mittelstaedt (1950) vorgeschlagen wurde, ist, wie verschiedene Befunde ausweisen, in den späten, parietotemporalen Anteilen des menschlichen visuellen Systems lokalisiert (Näheres ► Kap. 4).

! **Sakkaden und langsame Augenfolgebewegungen führen zu Bildverschiebungen, die in aller Regel nicht wahrgenommen werden. Das liegt im Falle von Sakkaden daran, dass die Sensitivität der Anteile des visuelles Systems, die Bewegungsinformation vermitteln, reduziert wird, während das im Falle langsamer Augenfolgebewegung darauf zurückzuführen ist, dass die retinale Afferenz durch ein internes Referenzsignal korrigiert wird, das ausweist, wie viel die Augenbewegung zur Bildverschiebung beigetragen hat. Ein insuffizientes Referenzsignal führt zur Wahrnehmung einer illusionären Bewegung der Welt (»Filehne-Illusion«) während der Augenfolgebewegung.**

Es gibt natürlich einen zweiten, komplementären Aspekt der Bewegungswahrnehmung während langsamer Augen-



■ Abb. 28.7. Trajektorien der Augen einer Versuchsperson beim Betrachten des Bildes in einer x-y-Darstellung

folgebewegungen, nämlich den der Wahrnehmung der Objektbewegung. Erfolgreiche langsame Augenfolgebewegungen stabilisieren das Bild des interessierenden Objektes in der Fovea, eliminieren die retinale Bildverschiebung also weitestgehend. Nichtsdestoweniger nehmen wir eine Objektbewegung wahr, was durch denselben referentiellen Mechanismus erklärt werden kann, der auch der Wahrnehmung der Hintergrundbewegung zugrunde liegt. Im Falle des Objektes ist die Afferenz gleich Null und die Referenzgröße entspricht der Augenbewegung, die Differenz beider, die Grundlage der Wahrnehmung ist, entspricht also der Referenzgröße.

Augenbewegungen lösen nicht nur visuelle Bewegung aus, sondern sie verändern natürlich auch die Position der Bilder auf der Retina. Obwohl sich also die Lage der Sehdinge ständig in einem retinazentrierten Koordinatensystem verändert, nehmen wir die Position der Sehdinge in der Welt und ihre Bezüge zueinander als stabil wahr. Wie wichtig diese »Ortskonstanz« der Sehdinge ist, wird unmittelbar deutlich, wenn man betrachtet, wie wir Sakkaden einsetzen, um Szenen zu analysieren: Wie das Beispiel der okulomotorischen Analyse eines Bildes in **■** Abbildung 28.7 zeigt, nutzen wir Sakkaden, um dafür zu sorgen, dass die Teile eines Bildes fovealisiert werden, die für die Interpretation des Bildes wesentlichen Elemente enthalten. Im Falle des in der **■** Abbildung 28.7 gezeigten Gesichtes sind das die Augen, die Nase, der Mund und das linke Ohrläppchen, denen der Hauptanteil der Analysezeit zu teil wird, oder, anders gesagt, denen die Fovea zugewendet wird.

Hieraus folgt natürlich aber auch, dass die wesentlichen Elemente des Gesichts in einem retinalen Koordinatensystem, in dessen Ursprung (der Fovea) zusammenfallen. Die Tatsache, dass wir die Gesichtselemente in ihren korrekten räumlichen Bezügen wahrnehmen, erfordert die Überführung der Bilddaten in ein kopfzentriertes Koordinatensystem, was formal durch eine vektorielle Addition retinaler Vektoren, die die Lage der Bildpunkte auf der Retina notieren und eines Augenpositionsvektors, der die Stellung der Augen relativ zum Kopf beschreibt, erreicht werden könnte.

Dass dieses Vektormodell ungeachtet der Frage seiner neuronalen Implementierung eine Vereinfachung darstellt, zeigen Experimente, die einen starken Einfluss visueller und kognitiver Faktoren auf die Wahrnehmung des Raumes während Sakkaden ausweisen. So neigen wir beispielsweise dazu, ein Muster, das kontinuierlich sichtbar ist, als stationär zu interpretieren, obgleich es sich während einer Sakkade bewegt haben mag, während eine diskontinuierliche Präsentation eines perisakkadisch versetzten Objektes typischerweise als Bruch der Objekt Konstanz erlebt wird (Deubel et al. 1998).

Zusammenfassung

Augenbewegungen dienen dem Sehen, indem sie entweder das Bild der visuellen Umwelt auf der Retina stabilisieren (eigenbewegungskompensierende Augenbewegungen) oder aber das Bild eines interessierenden Objektes in der Fovea plazieren (zielgerichtete Augenbewegungen). Die zwei Formen zielgerichteter Augenbewegungen sind die Sakkaden, die Objektbilder mit höchster Geschwindigkeit aus der Peripherie der Retina in die Fovea verschieben, und langsame Augenfolgebewegungen, die die Fovea nachführen, sollte sich das Objekt langsam und stetig relativ zum Betrachter bewegen. Beide werden unter natürlichen Bedingungen durch Kopfbewegungen unterstützt, die dafür sorgen, dass die Augen nicht an die mechanischen Grenzen stoßen. Zielgerichtete Augenbewegungen erfordern eine Auswahl des interessierenden

Objektes und die Ermittlung seiner Position und Bewegung. Die optimale Anpassung der Augenbewegungen erfolgt im Falle langsamer Augenfolgebewegungen nach Art eines typischen Regelkreises, der die Abweichung des Blickzielbildes von der Fovea minimiert. Im Falle von Sakkaden basiert die optimale Anpassung der Sakkadengröße auf einer Adjustierung von Sakkadenparametern, die Erfahrungen über die Angemessenheit der gemachten Sakkaden in Rechnung stellt. Das visuelle System verfügt über elaborierte Mechanismen, die sicherstellen, dass retinale Bildverschiebungen, die Folge der gemachten Augenbewegungen sind, nicht zu einer illusionären Wahrnehmung von Bewegung oder einer Gefährdung der Konstanz unseres Wahrnehmungsraumes führen.